Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 329–337



УДК 573.7, 574.3, 57.055

ПАРАЗИТАРНАЯ СИСТЕМА КАК ОТРАЖЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПАРАЗИТОВ: КОНЦЕПЦИЯ И ТЕРМИНЫ

А.И. Гранович

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., 7/9, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: granovitch@mail.ru

РЕЗЮМЕ

В работе рассматриваются популяционные и биоценотические последствия взаимодействий особей паразита и хозяина. Особое внимание уделяется анализу различных аспектов популяционных взаимодействий паразит–хозяин и подходам к исследованию структуры паразитарных систем (систем популяций различных хозяев, объединенных в биоценозе взаимодействием с популяцией паразита). В структуре паразитарных систем выделяются два существенных архитектонических компонента: первый – следствие дифференцированного жизненного цикла паразита и наличия в составе его популяции фазовых группировок (метаструктура паразитарной системы); второй – следствие дискретности среды обитания паразитов (параструктура паразитарной системы). В целом паразитарная система рассматривается как система пара- и метакомпонентов. Подчеркивается важность рассмотрения популяционного и биоценотического уровня взаимоотношений паразит-хозяин. Особое внимание уделяется разработке удобного и непротиворечивого терминологического аппарата для этих целей. Развиваемый в работе подход может рассматриваться как методологическая основа для анализа иерархических систем, формирующихся на основе любого другого типа взаимоотношений организмов (иных, чем взаимодействия паразит–хозяин).

Ключевые слова: взаимодействия паразит–хозяин, метагруппировки, парагруппировки, паразитарная система, структура популяции

PARASITIC SYSTEM REFLECTS POPULATION STRUCTURE OF A PARASITE: CONCEPTION AND TERMS

A.I. Granovitch

Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb., 7/9, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: granovitch@mail.ru

ABSTRACT

Population and community consequences of host–parasite interactions are considered.
The special attention is given to the various aspects of population level of host-parasite interactions and to approaches to analysis of structure of parasitic systems (systems of populations of the various hosts united in community by interaction with population of a parasite). In the structure of parasitic systems it is allocated two essential architectonic components. The first is a consequence of the differentiated life cycle of a parasite and subdivision of its population onto phase groups (a metastructure of a parasitic system). The second is a consequence of environmental subdivision of parasites (parastructure of a parasitic system). As a whole the parasitic system is considered as a system of para- and metaelements.
Importance of population and community levels consideration of the host-parasite interactions is underlined. The special attention is given to working out of a convenient and consistent terms framework for these purposes. The approach developed in the work can be considered as a methodological basis for the analysis of the hierarchical systems formed on the basis of any other type of mutual relations of organisms (others, than interaction of a host–parasite).

Key words: host–parasite interactions, meta- and para- intrapopulation groups, parasitic system, structure of population

ВВЕДЕНИЕ

Понятие «паразитизм» обычно рассматривается как один из типов симбиотических взаимодействий гетероспецифичных организмов. Многочисленные определения паразитизма делают акцент на разных особенностях этого типа взаимоотношений. Зачастую провести грань между паразитизмом, с одной стороны, и другими типами симбиотических отношений, а также хищничеством, с другой, чрезвычайно трудно (Филипченко 1937; Догель 1941; Шульц и Гвоздев 1970; Шульман и Добровольский 1977; Price 1980; Combes 2001). В задачи данной работы не входит анализ разнообразия и формулировка еще одного определения паразитизма. Отметим только, что подавляющее их большинство представляют взаимодействия паразит–хозяин как отношения организменного уровня (см., например, реестр определений паразитизма Ройтман и Беэр 2008, с.88-93). Однако, как и любой другой тип регулярных взаимодействий особей, отношения паразитизма с необходимостью имеют свои популяционные и биоценотические последствия. В иерархии живого системы более низкого уровня организации в качестве элементов входят в состав систем более высокого уровня. Поиску этих систем и подходам к описанию их морфофункциональных особенностей и посвящена предлагаемая работа. Основная ее задача – анализ «отражения» взаимодействий особи паразита и особи хозяина на популяционном и биоценотическом уровнях.

1. СИСТЕМЫ, ФОРМИРУЮЩИЕСЯ НА ОСНОВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ТИПА ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН И ПРИНЦИП ЭМЕРДЖЕНТНОСТИ

Организменный уровень рассмотрения паразитизма показывает отчетливое проявление системных свойств у пары взаимодействующих организмов – паразита и хозяина. На этом уровне можно отметить различные аспекты – комплекс метаболических, биохимических, генетических взаимодействий организма паразита и организма хозяина (Догель 1941; Шульц и Гвоздев 1972, 1976; Wakelin 1978; Price 1980; Combes 2001; Galaktionov and Dobrovolskij 2003 и др.). Именно взаимодействие организмов формирует систему, которую традиционно называют система паразит–хозяин. Особь паразита и особь хозяина выступают в качестве основных элементов этой системы. Системные свойства этого комплекса проявляются в развитии регуляторных механизмов, обеспечивающих стабильное функционирование системы организмов.

Однако очевидно, что далеко не все особенности системы паразит–хозяин можно анализировать на организменном уровне. Он не позволяет рассматривать вопросы, связанные с воспроизводством системы. Например, одним из распространенных последствий заражения хозяина является снижение его способности к репродукции вплоть до полной паразитарной кастрации (Jokela et al. 1993; Sorensen and Minchella 2001; Jordaens et al. 2007; Hull et al. 2007). Следовательно, воспроизводство системы можно рассматривать лишь на «уровне группы», т.е. имея в виду популяционную группировку хозяина. Более того, воспроизводство системы паразит–хозяин связано с расселительными и инвазионными стадиями развития паразита. Их анализ также выходит за рамки уровня рассмотрения системы паразит–хозяин. Аналогично, на этом уровне нельзя рассматривать вопросы эволюционной устойчивости системы. Многие важнейшие свойства системы паразит–хозяин вообще могут трактоваться только в контексте популяционно-биоценотических взаимодействий. Яркий пример – «запрограммированная гибель» хозяина, необходимая для диссеминации или связанная с выходом паразита во внешнюю среду [представители Microsporidia, Nematoda: Mermitida, Nematomorpha (Рубцов 1978; Baker and Capinera 1997; Исси 2002)].

Таким образом, представления о взаимодействии данного паразита и хозяина были бы далеко не полными, если не включать в анализ их популяционный аспект, т.е. анализ особых регуляторных механизмов, которые действуют при взаимодействии популяции паразита (обычно определенной ее части) и популяции хозяина. Обозначая этот аспект, логично говорить о «популяционном уровне взаимодействий в системе паразит–хозяин» (Галактионов и Добровольский 1984). Часть популяции паразита, связанная с хозяином, и собственно популяция хозяина при этом выступают как элементы системы более высокого ранга – системы из двух взаимодействующих популяций. Между этими популяциями существует устойчивая биоценотическая связь, т.е. связь,

основывающаяся на закономерных и повторяющихся взаимодействиях особей этих популяций (Беклемишев 1956).

Популяции паразита и хозяина действительно формируют объект, характеризующийся системными признаками. Об этом свидетельствуют многочисленные данные о воздействии паразита на популяцию хозяина и соответствующие компенсаторные изменения в структуре популяции хозяина (Гранович и Сергиевский 1990; Granovitch 1992; Goater and Holmes 1997; Hudson and Dobson 1997; Tompkins and Begon 1999). Необходимо отметить, что популяционный уровень взаимодействия паразитов и их хозяев включает, по крайней мере, два аспекта. Один из них проявляется уже при исследовании зараженности паразитами одной особи хозяина. Ведь в большинстве случаев в/на хозяине присутствует целая группировка особей паразитов одного вида. Она формируется либо в результате экзогенной аккумуляции, либо за счет эндогенной агломерации (Догель 1941) и получила название «локальной гемипопуляции» (Галактионов и Добровольский 1984) [синонимичные термины – эндомикропопуляция, идиогостальная популяция, infrapopulation (Kiselewska 1970; Margolis et al. 1982; Ромашев 1990; Bush et al. 1997)]. Динамика группировок паразитов в организме хозяина определяется в значительной степени популяционными механизмами. Особенно отчетливо это проявляется в том случае, если группировка паразитов в организме хозяина характеризуется способностью к воспроизводству (Andrade 1999; Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

Другой аспект взаимодействий в системе паразит–хозяин на популяционном уровне включает анализ структуры и динамики популяции хозяина в связи с воздействием на нее паразитов. При этом воздействие паразитов определенного вида в совокупности рассматривается как специфический экологический фактор. С этой точки зрения изменение под действием паразитов таких свойств популяции хозяина, как смертность, рождаемость и репродуктивный потенциал, пространственная и генотипическая структура, и есть показатели популяционного уровня взаимодействий. В качестве примеров можно привести многочисленные свидетельства изменения экологических и генетических популяционных характеристик популяций хозяев под действием паразитов (Михайлова и др. 1988; Гранович и Сергиевский 1990; Granovitch 1992; Lafferty 1993; Jokela and Lively 1995; Sokolova 1995; Kwiatkowski 2005 и др.).

Однако само по себе рассмотрение популяционного уровня взаимодействий в системе паразит–хозяин – только предпосылка к исследованию еще более масштабных систем, а существенные моменты взаимодействий не исчерпываются и популяционным аспектом. В биоценозе паразит взаимодействует, как правило, с популяциями более чем одного вида хозяина. Кроме того, популяция паразита не ограничивается локальными группировками, связанными с особями хозяина, а включает также группировки свободноживущих стадий.

Это определяет необходимость рассмотрения взаимоотношений паразит–хозяин в контексте биоценотических взаимодействий. Здесь мы подходим к анализу систем еще более высокого ранга. Система, образованная всей популяцией паразита и всеми популяциями взаимодействующих с ней хозяев, обозначается как паразитарная система (Беклемишев 1956). Структура паразитарной системы отражает часть системы биоценотических связей сообщества (биоценотического коннекса, см. Беклемишев 1956).

Этот высший уровень анализа взаимоотношений паразит–хозяин включает в себя все нижележащие (и организменные и популяционные) взаимодействия данного паразита с его хозяином. Заканчивая краткий обзор уровней рассмотрения отношений паразитов и их хозяев, отметим, что каждый последующий уровень (популяционный и далее – биоценотический) не исчерпывается суммой взаимодействия на нижележащих уровнях. Регуляторные механизмы, интегрирующие систему на популяционном и биоценотическом уровнях, не сводимы к механизмам организменного уровня. Этот принцип «эмерджентности» (использование понятия эмерджентности при анализе взаимодействия паразит–хозяин, см. Алексеев 1993) присущ иерархически организованным системам.

2. ДВА АСПЕКТА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Паразитарные системы, как любые системы надорганизменного ранга, характеризуются относительно низкой степенью интегрированности,

низкой индивидуализацией, а также весьма слабой степенью морфогенетической замкнутости (Беклемишев 1960). Кроме того, как и другим надорганизменным системам, им не свойственна телесная целостность (дистрибуционные системы, см. Сержантов 1972). В результате применение к ним морфологического критерия (в плане анализа их тектологии и архитектоники) затруднительно. Однако в морфофункциональной структуре паразитарных систем можно выделить ключевые моменты, анализ которых, на наш взгляд, весьма перспективен, и, прежде всего, это – две важных особенности, отражающие существенные черты структуры популяции паразитического организма.

2.1. Первый аспект морфофункциональной структуры паразитарной системы

В ходе морфопроцесса (см. Беклемишев 1994) любого организма его морфофункциональные характеристики меняются. Эти изменения могут быть постепенными и не носить характера быстрой и существенной перестройки организации. Более того, морфофункциональная характеристика некоторых организмов относительно постоянна в течение всего их онтогенеза. Среди многоклеточных такие особенности присущи животным, характеризующимся прямым развитием и живорождением или яйцеживорождением. В популяциях таких организмов все особи независимо от их возраста имеют принципиально сходную морфофункциональную организацию и не проявляют существенных экологических различий. Однако большинству живых организмов свойственно иное. В ходе жизненного цикла организм проходит несколько стадий, сильно различающихся в морфофункциональном отношении. Каждая из них имеет свой, особый тип взаимоотношений с внешней средой. Важно отметить, что в ходе онтогенеза такие «дискретные» и устойчивые отрезки обычно связаны быстрыми переходами (метаморфоз, выход из яйцевых оболочек). Налицо фазовая структура морфопроцесса с соответствующими фазовыми переходами между отдельными устойчивыми его частями.

Соответственно в популяции таких организмов одновременно или последовательно будут присутствовать группировки, представленные отдельными фазами развития особей – «фазовые группировки» (Галактионов и Добровольский 1984). Для обозначения частей популяции, состоящих из особей, принадлежащих разным фазовым группировками, предложен термин «гемипопуляция» (Беклемишев 1960).

«Фазовая» структура морфопроцесса и соответствующий набор гемипопуляций более или менее характерны для свободноживущих организмов, однако наличие того и другого является правилом для паразитов, у которых в ходе морфопроцесса четко выделяются отдельные отрезки – «фазы», связанные относительно быстрыми морфофункциональными перестройками; точнее сказать, их морфопроцесс характеризуется несколькими устойчивыми фазами. Так, морфопроцесс псевдофиллидных цестод (Cestoda: Pseudophyllidea) включает дискретные фазы яйца, корацидия, процеркоида, плероцеркоида, наконец, стробилы. Соответственно фазовая структура их популяции выражается в наличии соответствующих гемипопуляций. Однако, при всей сложности структуры морфопроцесса и соответствующего набора гемипопуляций, речь здесь идет о простом жизненном цикле, т.е. «жизненном цикле одного онтогенеза».

Не редкость для паразитов – наличие сложного (из нескольких последовательных онтогенезов) жизненного цикла. В этом случае фазовая структура их популяций еще разнообразнее: в ее составе еще больше гемипопуляций. В популяции трематод можно выделить гемипопуляции яиц, мирацидиев, партенит (а точнее, несколько гемипопуляций разных их поколений), церкарий, метацеркарий, марит. Здесь, так же, как и в случае с цестодами, имеются группировки паразитирующих и свободноживущих организмов, представляющих яркие примеры особых адаптаций к обитанию в различных средах. Популяция трематод, таким образом, представлена набором гемипопуляций, которые принадлежат как одноименному онтогенезу (например, гемипопуляции яиц – мирацидиев – материнских спороцист или гемипопуляции церкарий – метацеркарий – марит), так и разноименным онтогенезам. В первом случае различия особей в гемипопуляциях определяются дифференцировкой одного морфопроцесса, во втором – различиями морфопроцессов.

С точки зрения структуры жизненного цикла гемипопуляции – «последовательные» группировки. При этом «последовательно» здесь не обязательно означает строгую очередность гемипопуляций во времени. Ведь гемипопуляции яиц или личинок

вполне могут сосуществовать с гемипопуляцией имагинальных стадий. Важно то, что особи одной гемипопуляции в дальнейшем войдут в состав следующей, одна гемипопуляция является источником элементов для другой. Условимся называть такие группировки, «последовательные» с точки зрения жизненного цикла, метагруппировками в составе популяции паразита.

Заметим, что метагруппировки также легко выделяются в популяции любого свободноживущего организма, обладающего фазовой структурой жизненного цикла. Примерами могут служить любые популяции организмов, морфопроцесс которых характеризуется метаморфозом. Для многих представителей морской бентосной фауны характерна фаза пелагической личинки. Популяции соответствующих видов отчетливо подразделены на две метагруппировки – гемипопуляцию личинок и гемипопуляцию имаго. Эти две группировки резко различаются экологически и связаны с различными биоценозами. Важно отметить, что такая модель структуры популяции чрезвычайно характерна для организмов, представляющих большинство макротаксонов. Ярко проявляется метаструктура популяций высших насекомых (Pterygota). Особенно отчетлива она в популяциях представителей Holometabola. Экологическая подразделенность указанных популяционных частей и в этом случае очевидна.

Возвращаясь к структуре паразитарной системы, отметим, что метагруппировки паразитов представлены также весьма различающимися в экологическом плане особями, которые относятся к гемипопуляциям паразитирующих и свободноживущих организмов. Если в ходе реализации жизненного цикла паразит последовательно взаимодействует с двумя или более видами хозяев, условимся называть таких хозяев метаксенными (метаксенные хозяева – виды хозяев, которые используются особями разных стадий жизненного цикла паразита) (Мошковский 1943; Добровольский и др. 1994; Гранович 1996; Granovitch 1999).

С точки зрения функциональной структуры паразитарной системы логично различать случаи непосредственной метаксении (передача паразита по пищевым цепям путем поедания одного метаксенного хозяина, содержащего паразита, другим), а также случаи опосредованной метаксении, при которой метаксенные хозяева связываются гемипопуляцией паразита, представленной активными расселительными стадиями или физиологически неактивными пережидающими. Очевидно, что метаксенные хозяева образуют системы паразит–хозяин с представителями различных гемипопуляций паразита. Вся совокупность гемипопуляций паразита, включая свободноживущие группировки, а также паразитирующие (в комплексе с соответствующими популяциями хозяев) составляют метаструктуру паразитарной системы.

Метагруппировки внутри любой популяционной системы – это функционально различные ее части. Важно отметить, что в некоторых случаях специализация этих частей выражена очень отчетливо. Примером могут служить метагруппировки представителей Insecta: Ephemeroptera, у которых гемипопуляция личинок выполняет трофическую функцию, а гемипопуляции субимаго и имаго – репродуктивную и пространственно интегрирующую всю систему в целом. Для водных бентосных животных высока степень дифференцировки гемипопуляций у тех животных, которые обладают лецитотрофными личинками. Эта часть популяции выполняет только пространственно интегрирующую функцию. В то же время трофическая и репродуктивная связаны с имагинальной гемипопуляцией. Аналогично, метаструктура паразитарной системы выделяет функционально различные и незаменимые компоненты. Например, в паразитарной системе, сформированной скребнем *Polymorphus magnus*, можно выделить «интегрирующий» систему блок, представленный гемипопуляцией яиц паразита во внешней среде; «трофический» блок, представленный комплексом гемипопуляций акантоов, акантелл и цистакантов с популяцией промежуточного хозяина *Gammarus lacustris*; наконец, «трофико-репродуктивный блок», представленный гемипопуляцией имагинальных стадий скребней в комплексе с популяцией дефинитивного хозяина *Anas platyrhynchos*.

2.2. Второй аспект морфофункциональной структуры паразитарной системы

Второй аспект структуры популяции любого организма состоит в выделении функционально сходных группировок. Популяция в целом представляет собой систему более или менее зависимых субпопуляционных группировок – элемен-

тарных популяций (Алтухов 1983), локальных популяций (Майр 1974). Они функционально связаны. Каждая из них менее устойчива в экологическом плане, чем система таких группировок, объединенная потоками мигрантов. Природные популяции существуют в виде системы локальных группировок, распределение которых в пространстве определяется пригодностью местообитаний. Отдельные такие группы могут прекращать свое существование, возникая вновь в будущем. Таким образом, вся система группировок существует достаточно устойчиво на основе динамичности частей (Hanski 1998)[1]. Более того, показаны заметные различия между этими группировками в генетическом составе и его динамичность в отдельных группировках, а вот система группировок в целом сохраняет существенную стабильность также и в генетическом отношении (Алтухов 1983). Таким образом, не только на уровне целой популяции, но также на уровне отдельных гемипопуляций возможно выделение целого ряда группировок. Они представлены одинаковыми фазами жизненного цикла, и их существование определяется «пятнистостью» среды обитания. Достаточно представить себе группировки личинок насекомых-фитофагов, связанных с группами растений-прокормителей. Другой пример – водные личинки насекомых, обитающие в отдельных небольших водоемах, но в совокупности представляющие части единой гемипопуляции данного вида, населяющего биоценоз. Следовательно, как на уровне всей популяции в целом, так и на уровне отдельных гемипопуляций проявляется еще один аспект структуры – выделение в ее составе функционально сходных, «повторяющихся» частей. Определяющим в их формировании является пространственная неравномерность распределения приемлемых условий среды обитания в биоценозе. По отношению друг к другу эти элементы являются парагруппировками, как бы параллельными, сходными в функциональном отношении.

«Островная» организация среды обитания у паразитов делает рассмотрение этого аспекта весьма актуальным именно в связи с вопросом о структуре паразитарной системы. При этом с очевидностью выделяются несколько уровней параструктуры паразитарной системы (Гранович 1996; Granovitch 1999).

2.2.1. Наиболее мелкие группировки паразитирующих стадий приурочены к отдельным особям хозяев. Такие группировки (локальные гемипопуляции – по терминологии Галактионова и Добровольского 1984) предстают парагруппировками по отношению друг к другу. Заметим, что эти парагруппировки находятся в составе определенной гемипопуляции паразита. Гетерогенность среды обитания для них определяется внутривидовой гетерогенностью особей хозяев. Особые свойства приобретают локальные гемипопуляции некоторых видов паразитов со сложным жизненным циклом. Их отличительная черта – способность к самовоспроизводству в особи хозяина. Оставаясь локальной гемипопуляцией, такая группировка приобретает черты микропопуляции. Для выделения таких группировок представляется логичным использовать термин микрогемипопуляция (Беклемишев 1959).

2.2.2. Выделение второго уровня параструктуры паразитарной системы связано с тем, что паразиты очень редко характеризуются строгой и узкой специфичностью. Как правило, особи хозяев нескольких видов могут обеспечить развитие, размножение, переживание одной и той же фазовой группировки паразитов. При этом гемипопуляция паразитов взаимодействует сразу с несколькими популяциями хозяев разных видов. Условимся обозначать таких хозяев параксенными (параксенные хозяева – различные виды хозяев, использующиеся особями паразитов одной стадии жизненного цикла) (Добровольский и др. 1994). С параксенными хозяевами связаны части гемипопуляции паразита [их можно

[1]Для обозначения системы локальных группировок организмов, объединенной потоками мигрантов в 1970 г. был предложен термин «метапопуляция» (Levin 1970 цит. по: Hastings and Harrison 1994; Hanski and Gilpin 1991; Hanski 1998). Модель метапопуляции предполагает исчезновение локальных популяций, их возобновление, появление новых, соответствующую динамику пространственной структуры метапопуляции в целом («пульсацию» популяционного ареала). В этом случае приставка «мета» в названии структуры в целом означает последовательность, точнее, последовательность состояний системы на основе динамичности частей. Это – весьма плодотворная модель анализа природных популяций. К сожалению, использование термина «метапопуляция» в данном случае может приводить к путанице с представлениями, развиваемыми в настоящей работе, где метаструктура популяции связывается с дискретностью морфопроцесса. Отметим только, что в паразитологии это (последнее) понимание метаструктуры имеет более давнюю историю и по сути, и терминологически представляется более точным.

обозначить как парагемипопуляции (Гранович 1996; Granovitch 1999)], среда обитания которых различается в соответствии с межвидовыми различиями параксенных хозяев. Параксенные хозяева, по-видимому, обеспечивают существенное увеличение устойчивости паразитарной системы. Они позволяют популяции паразитов более широко распространяться в сообществе, «осваивая» более разнообразные местообитания (Гранович 2000). Они создают новые возможности для завершения жизненного цикла паразита за счет дополнительных биоценотических связей. Они могут обеспечивать более устойчивую динамику популяции паразита, поскольку динамика популяций параксенных хозяев и связанных с ними частей гемипопуляции паразита может не совпадать (Гранович 2000).

2.2.3. Наконец, третий аспект параструктуры паразитарной системы отражает ее возможное «межбиоценотическое» распространение (Гранович 1996; Granovitch 1999). Паразитарная система – понятие биоценотического уровня. Действительно, весь необходимый набор популяционных систем может обеспечить циркуляцию паразитов внутри одного биоценоза. В то же время очевидно, что хозяева, обладающие высокой степенью дисперсии, могут дать возможность более широкого распространения популяции паразитов. Паразиты, относящиеся к одной паразитарной системе, могут циркулировать в нескольких, иногда весьма пространственно удаленных друг от друга биоценозах. Следствием этого является возможность объединения в одну паразитарную систему нескольких совершенно независимых друг от друга популяций одного вида хозяина. С ними, естественно, будут взаимодействовать разные части одной гемипопуляции паразита. Однако в этом случае среда обитания будет отличаться для паразитов в соответствии с межпопуляционным компонентом изменчивости хозяев.

Выделенные компоненты параструктуры популяции паразита характеризуются тем, что отдельные параэлементы для паразитарной системы в целом имеют сходные функции и, в отличие от метаэлементов, не являются незаменимыми. Заметим, что компоненты параструктуры рассматривались выше только с точки зрения паразитирующих фазовых группировок паразитов. Безусловно, параструктуру имеют и гемипопуляции свободноживущих стадий. Как и для гемипопуляций любых свободноживущих организмов, степень выраженности такой структуры зависит от степени «пятнистости» среды обитания и своеобразия условий в отдельных «пятнах» – местах обитания локальных гемипопуляций. Кроме того, она связана с неравномерностью поступления во внешнюю среду расселительных стадий паразита.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, паразитарная система предстает перед нами как система пара- и метаэлементов. Основные компоненты паразитарной системы – комплексы популяций хозяев и связанных с ними гемипопуляций паразита, а также гемипопуляции свободноживущих фазовых группировок паразита. Дальнейший анализ позволяет внутри паразитарной системы выделять специализированные компоненты, связанные с ее функционированием – функциональные блоки паразитарной системы. Однако в целом структура паразитарной системы действительно определяется набором группировок популяции паразита и особенностями подразделенности среды их обитания.

Предложенный подход к исследованию популяционного уровня взаимодействия паразит–хозяин является развитием идей В.Н. Беклемишева и связан с морфологической идентификацией систем и анализом функциональных связей внутри и между ними. Необходимо отметить еще одну перспективную особенность этого подхода. Основой формирования биоценотических систем в соответствии с ним признается устойчивая связь популяций разных видов. Эта связь популяций в свою очередь базируется на устойчиво повторяющихся (закономерных) взаимодействиях особей соответствующих видов. В представленной работе рассмотрены системы, формирующиеся на основе взаимодействий паразит–хозяин, однако очевидно, что популяционные и биоценотические системы возникают во всех случаях, когда взаимодействия особей закономерны, независимо от того, какого они типа (другие типы симбиотических взаимодействий, хищничество, конкурентные отношения и др.). Чем более зависимы особи двух видов друг от друга (например, в случае мутуалистических взаимоотношений), тем более отчетливыми системными свойствами должны обладать комплексы их популяций и сформированная ими биоценотическая система. В этом

смысле принимаемый подход может рассматриваться как методологическая основа для анализа системных связей на основе любого другого типа взаимоотношений организмов (иных, чем взаимодействия паразит–хозяин). Он в корне отличается от весьма формальных попыток разработки терминологического аппарата для обозначения соотношения разномасштабных группировок паразитов (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А.Н. 1995. Система клещ – возбудитель и ее эмерджентные свойства. Зоологический институт РАН, 204 с.

Алтухов Ю.П. 1983. Генетические процессы в популяциях. Наука, Москва, 279 с.

Беклемишев В.Н. 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов. *Зоологический журнал*, **35**: 1765–1779.

Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. КМК, Москва, 250 с.

Беклемишев В.Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. *Зоологический журнал*, **38**: 1128–1137.

Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, **65**: 41–45.

Галактионов К.В. и Добровольский А.А. 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «pygmaeus» (Trematoda: Microphallidae). В кн.: Ю.И. Полянский (Ред.). Эколого-паразитологические исследования северных морей. Кольский научный центр АН СССР, Апатиты: 8–41.

Гранович А.И. 1996. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов. *Паразитология*, **30**: 343–356.

Гранович А.И. 2000. Моллюски и трематоды как компоненты паразитарных систем. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 30 с.

Гранович А.И. и Сергиевский С.О. 1990. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море. *Зоологический журнал*, **69**: 32–41.

Добровольский А.А., Евланов И.А. и Шульман С.С. 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость. В кн.: С.С. Шульман (Ред.). Экологическая паразитология. Кольский научный центр АН СССР, Петрозаводск: 5–45.

Догель В.А. 1962. Курс общей паразитологии. Ленинградский государственный университет, Ленинград, 463 с.

Исси И.В. 2002. Паразитарные системы микроспоридий: описание и вопросы терминологии. *Паразитология,* **36**: 478–492.

Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Мир, Москва, 460 с.

Михайлова Н.А., Гранович А.И. и Сергиевский С.О. 1988. Влияние трематодной инвазии на микробиотопическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis*. *Паразитология*, **22**: 398–407.

Мошковский Ш.Д. 1943. Количественные закономерности эпидемиологии малярии. Сообщение 1. *Медицинская паразитология*, **12**: 3–23.

Ройтман В.А. и Беэр С.А. 2008. *Паразитизм как форма симбиотических отношений*. КМК, Москва, 310 с.

Ромашов В.А. 1990. О популяции и внутрипопуляционных единицах гельминтов. Авторефераты докладов симпозиума «Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов», Москва: 114–116.

Рубцов И.А. 1978. Мермитиды: классификация, значение, использование. Наука, Ленинград, 207 с.

Сержантов В.Ф. 1972. Введение в методологию современной биологии. Наука, Ленинград, 282 с.

Филипченко А.А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. *Ученые записки ЛГУ,* **13**: 4–14.

Шульман С.С. и Добровольский А.А. 1977. Паразитизм и смежные с ним явления. *Паразитологический сборник*, **24**: 230–249.

Шульц Р.С. и Гвоздев Е.В. 1970. Основы общей гельминтологии. Т. 1. Морфология, систематика, филогения гельминтов. Наука, Москва, 491 с.

Шульц Р.С. и Гвоздев Е.В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т. 2. Биология гельминтов. Наука, Москва, 515 с.

Шульц Р.С. и Гвоздев Е.В. 1976. Основы общей гельминтологии. Т. 3. Патология и иммунология при гельминтозах. Наука, Москва, 246 с.

Andrade S.G. 1999. *Trypanosoma cruzi*: clonal structure of parasite strains and the importance of principal clones. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**, Suppl.1: 185–187.

Baker G.L. and Capinera J.L. 1997. Nematodes and nematomorphs as control agents of grasshoppers and locusts. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **171**: 157–211.

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. and Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revised. *Journal of Parasitology*, **83**: 575–583.

Combes C. 2001. Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, University Press, 728 p.

Galaktionov K.V. and Dobrovolskij A.A. 2003. The Biology and Evolution of Trematodes. Kluwier Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 592 p.

Goater C.P. and Holmes J.C. 1997. Parasite–mediated natural selection. In: D.H.Clayton, J.Moore (Eds.) *Host–Parasite Evolution.*Oxford Universitu Press, Oxford, New York, Tokyo: 9–29.

Granovitch A. I. 1999. Parasitic systems and the structure of parasite populations. *Helgoland Marine Research*, **53**: 9–18.

Granovitch A.I. 1992. The effect of trematode infection on the population structure of *Littorina saxatilis* (Olivi) in the White Sea. Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology (September 1990, Daly Fort, Wales): 255–263.

Hall S.R., Becker C. and Caceres C.E. 2007. Parasitic castration: a perspective from a model of dynamic energy budgets. *Integrative and Comparative Biology*, **47**: 295–309.

Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**: 41–49.

Hanski I. and Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics – brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 3–16.

Hastings A. and Harrison S. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **25**: 167–188.

Hudson P.J. and Dobson A.P. 1997. Host–parasite processes and demographic consequences. In: D.H. Clayton and J. Moore (Eds.). Host–Parasite Evolution. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo: 128–154.

Jokela J. and Lively C.M. 1995. Parasites, sex, and early reproduction in a mixed population of freshwater snails. *Evolution*, **49**: 1268–1271.

Jokela J., Uotila L. and Taskinen J. 1993. Effect of the castrating trematode parasite *Rhipidocotyle fennica* on energy allocation of fresh–water clam *Anodonta piscinalis. Functional Ecology*, **7**: 332–338.

Jordaens K., Dillen L. and Backeljau T. 2007. Effects of mating, breeding system and parasites on reproduction in hermaphrodites: pulmonate gastropods (Mollusca). *Animal Biology*, **57**: 137–195.

Kiselewska K. 1970. On the theoretical foundations of parasitosynecology. *Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences. Serie des Sciences Biologiques*, **18**: 103–106.

Kwiatkowski D. 2005. How malaria has affected the human genome and what human genetics can teach us about malaria. *The American Journal of Human Genetics*, **77**: 171–192.

Lafferty K.D. 1993. Effects of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Marine Ecology Progress Series*, **96**: 229–237.

Margolis L., Esch G.W., Holmes J.C., Kuris A.M. and Schad G.A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an hoc committee of the American Society for Parasitologists). *Journal of Parasitology*, **68**: 131–133.

Price P.W. 1980. Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton, New York, 256 p.

Sokolova I.M. 1995. Influence of trematodes on the demography of *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia: Littorinidae) in the White Sea. *Disease of Aquatic Organisms*, **21**: 91–101.

Tompkins D.M. and Begon M. 1999. Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitology Today*, **15**: 311–313.

Wakelin D. 1978. Genetic control of susceptibility and resistance to parasitic infection. *Advances in Parasitology*, **16**: 219–308.

Представлена 21 февраля 2009; принята 1 июня 2009.